Tome 43, nº 22. — Mai 1936.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse tenue a Genève les 21 et 22 mars 1936

La Schizogenèse chez les Cestodes

par

Jean G. BAER

(Genève).

La schizogenèse est une reproduction asexuée par division ou bourgeonnement. Elle a été étudiée principalement chez les Annelides Polychaetes et Oligochaetes ainsi que chez les Turbellariés; elle semble inconnue chez les autres groupes d'Invertébrés et ne paraît pas avoir été signalée d'une façon particulière chez les Cestodes.

On distingue, en général, deux formes de schizogenèse: elle est dite architomique, lorsque les fragments détachés régénèrent tous les organes manquant, en particulier un système nerveux central. La schizogenèse est dite paratomique lorsque la régénération précède la scission, comme c'est le cas chez certaines Planaires.

On sait aujourd'hui qu'un Cestode est formé d'une tête ou scolex, suivi d'une région non-segmentée, le cou, en arrière de laquelle se forment les segments ou proglottis, dont l'ensemble constitue le strobile. La structure si particulière d'un Cestode, la répétition des organes sexuels dans chaque anneau et la propriété qu'ont ces derniers de se détacher du strobile, ont incité les anciens naturalistes à considérer le Cestode comme étant un organisme polyzoïque. Cette façon de voir fut encore renforcée par la découverte de Ténias dits «monozoïques» formés d'un scolex et d'un seul anneau (*Caryophyllaeus*, etc.). On trouve encore actuellement dans les livres classiques, des traces de ces discussions qui n'ont plus qu'un intérêt historique depuis la découverte des cycles évolutifs des Pseudophyllidiens. En effet, l'étude de ces cycles permet de considérer les Cestodes « monozoïques » comme des larves plérocercoïdes néoténiques. Nous considérons, avec Fuhrmann (1931) que la question

est maintenant tranchée définitivement en faveur de l'individualité du strobile. Nous apporterons, en conclusion, d'autres arguments venant renforcer cette hypothèse.

Les ouvrages classiques nous apprennent que le dernier segment du strobile est toujours le plus âgé, et qu'il se détache de la chaîne lorsque les œufs sont mûrs. Ce processus d'élimination des œufs a été rapproché par Caullery (1922) d'un processus physiologique semblable, observé chez les Annelides Syllidiens, où il est connu sous le nom de schizogamie. Il nous semble cependant qu'il serait préférable de considérer ce phénomène, chez les Cestodes, sous le nom d'épitoquie, vu que la schizogamie est suivie de la régénération de la tête, ce qui n'est pas le cas chez les Cestodes. Chez ces derniers, l'épitoquie s'observe très fréquemment, elle n'est cependant qu'un terme extrême d'une série, dont le terme initial serait la schizo-genèse.

Le sort ultérieur des derniers anneaux du strobile avait déjà retenu l'attention de Pintner et lui avait suggéré une nomenclature particulière pour en désigner les phases principales. Cette nomenclature, encore peu utilisée par les auteurs de langue française, tend cependant à se généraliser de plus en plus: nous la résumons très rapidement ci-dessous:

Chez la grande majorité des Cestodes, les derniers segments sont dits *apolytiques* (ἀπο-λυω = détacher), c'est-à-dire qu'ils se détachent du strobile une fois l'utérus devenu gravide. Ce processus est donc l'équivalent de l'épitoquie. Les segments sont dits *pseudapolytiques*, lorsqu'ils se détachent une fois les œufs expulsés soit par déhiscence de la paroi du segment, soit par un orifice de ponte (*Diphyllobothrium*, *Porotaenia*, etc.). On dit que les segments sont *euapolytiques* (εὐ = facilement), lorsqu'ils se détachent avant que l'utérus ne soit complètement distendu par les œufs ou que l'organe parutérin n'englobe la totalité des œufs (certains Tétraphyllidiens, Tétrarhynques et Cyclophyllidiens).

Enfin, on désigne par *hyperapolytiques* (ὑπερ = excès) les segments qui se détachent avant la maturation des organes génitaux. Ceux-ci achèvent ainsi leur croissance et leur maturation, une fois l'anneau détaché du strobile. Ce processus est donc physiologiquement identique à la schizogenèse.

La schizogenèse se présente rarement chez les Cestodes et nous n'en connaissons qu'un nombre restreint d'exemples répartis d'ailleurs au hasard dans les ordres et familles n'ayant aucune affinité

entre eux; on peut aussi la rencontrer chez une seule espèce d'un genre. En étudiant ce processus physiologique, indépendamment de la position systématique occupée par le Ver, il est possible de grouper les résultats en deux catégories suivant que la schizogenèse se manifeste sur des portions plus ou moins grandes du strobile ou bien sur le dernier segment seulement. Dans le premier cas, on observe la transformation en pseudoscolex du segment antérieur ou des premiers segments, en arrière desquels se forme le nouveau strobile. Dans le deuxième cas, le segment isolé augmente de taille et ne montre que très exceptionnellement une modification de la région antérieure, homologue d'un pseudoscolex.

Nous avons réuni dans la première de ces deux catégories trois cas bien étudiés, qui sont fournis par les espèces *Idiogenes nana* (Fuhrm.), *Haplobothrium globuliforme* Cooper et *Crossobothrium laciniatum* Linton. Ces deux premiers exemples ont été étudiés par Fuhrmann (1925 et 1931) et le troisième par Curtis (1906). Nous renvoyons à ces trois travaux contenant des figures qui illustrent bien le processus.

Dans la deuxième catégorie, nous trouvons toute une série d'exemples en particulier chez les Ténias de Sélaciens; cependant leur étude détaillée n'a pas encore été faite. Le cas le plus simple et le plus schématique nous est fourni par le Cestode, *Bilocularia hyperapolytica* Oberst., parasite d'un Sélacien de l'Adriatique. Le nom spécifique indique déjà le mode de formation des anneaux sexués (voir Obersteiner, 1914). Chez *Trilocularia gracilis* Olss., parasite d'*Acanthias*, les anneaux se détachent de bonne heure sans présenter d'ébauches des organes sexuels; on trouve, par contre, plusieurs rangées d'épines disposées sur le quart antérieur du segment, et dont la taille s'accroît une fois le segment détaché. Cette modification de la région antérieure du segment est homologue de la formation d'un pseudoscolex puisqu'elle permet au segment isolé de se maintenir plus facilement dans l'intestin de l'hôte. Chez *Pseudhymenolepis redonica* Joyeux et Baer (1936), parasite de Musaraignes, la schizogenèse revêt une forme un peu différente quoique le phénomène fondamental reste toujours le même. Le segment qui se détache très tôt, se subdivise ensuite à son tour, en segments secondaires qui se séparent les uns des autres lors de la maturation sexuelle.

Ces quelques exemples, pris parmi les mieux étudiés, nous indi-

quent que la schizogenèse s'observe chez un petit nombre d'espèces seulement et d'une façon tout à fait irrégulière.

Chez les Cestodes, la schizogenèse n'est ni architomique ni paratomique. On ne voit à aucun moment apparaître dans le schizozoïte un système nerveux central, ou un scolex. Il s'agit en somme d'une schizogenèse paratomique, inachevée. Cependant, quel que soit le nom qu'on voudra donner au processus décrit ci-dessus chez les Cestodes et en particulier l'apparition dans les zoïtes d'un pseudoscolex, ce processus rentre dans la grande catégorie des phénomènes de régénération. Tous les auteurs semblent d'accord aujourd'hui pour nier le pouvoir de régénération chez les Cestodes adultes et le seul qui se soit occupé de la question au point de vue expérimental (Meier, 1913) vient confirmer cette opinion. On sait cependant que des phénomènes de régénération du parenchyme, mais non du scolex, existent chez les larves de Cestodes (voir Joyeux et Baer, 1934).

Il nous a paru intéressant d'appliquer aux Cestodes les théories de Child et de son école: nous avons utilisé plus particulièrement la belle étude d'ensemble consacrée par Abeloos (1927) à ces théories.

Pour Child, il existe dans les corrélations organiques d'un individu, une sorte de hiérarchie entre les différentes parties, de sorte que certaines d'entre elles dominent les autres, c'est-à-dire les tiennent sous leur dépendance. Cette hiérarchie est d'ailleurs purement physiologique: on constate par exemple que les échanges respiratoires de la partie dominante sont plus élevés que ceux des parties dominées.

Chez les Cestodes, comme chez les Planaires, l'organisme présente une polarité très nette et l'on peut admettre, ainsi que le fait Child pour les Planaires, que les échelons de cette hiérarchie physiologique sont disposés le long de l'axe de polarité auquel ils se superposent. On obtient ainsi une sorte de gradient physiologique dont les parties dominantes seraient le scolex et la zone de croissance, et les parties dominées, le strobile. L'idée de dominance est liée à celle d'une activité métabolique élevée. Nous avons pu démontrer expérimentalement avec E. Friedheim (1933) que le quotient respiratoire de *Diphyllobothrium latum* (L.) est plus élevé pour la tête et les segments immatures que pour le reste du strobile. D'autre part, les parties dominantes d'un organisme sont caractérisées par la présence de cellules jeunes, à potentiel élevé, ce qui est bien le cas

pour la région de croissance préstrobilaire aux dépens de laquelle se formera le futur strobile.

Les espèces d'*Idiogenes*, *Haplobothrium* et *Crossobothrium* dont nous avons parlé plus haut, démontrent, d'une façon presque schématique, que le strobile de ces espèces est divisé en un certain nombre de zoïtes tout comme l'organisme d'une Planaire. D'autre part, il semblerait qu'ici aussi la reproduction assexuée soit déterminée par la taille atteinte par le strobile primitif, taille qu'il est d'autant plus facile d'apprécier en raison de la segmentation. Nous aurions ainsi, chez les Cestodes, un processus analogue à celui décrit par DEHORNE (in ABELOOS, 1927) chez les Oligochaetes Naidimorphes et dont l'étude a permis à CHILD de formuler son hypothèse de « l'isolement physiologique » des régions de l'organisme soustraites à l'influence des régions dominantes. Cet isolement a pour effet de stimuler cette région qui devient ainsi le point de départ d'un nouveau gradient qui se traduit, dans le cas particulier, par la formation d'un pseudoscolex et d'un nouveau strobile.

Dans les espèces étudiées ci-dessus, la régénération se fait toujours avant la séparation du strobile primaire; une fois celle-ci effectuée, le nouveau strobile s'allonge, la région postérieure non segmentée se segmente secondairement mais sans qu'il se forme une nouvelle zone de croissance en arrière du pseudoscolex. La zone de croissance semble liée à la présence du scolex et ces deux régions du Cestode ne régénèrent pas. Il en résulte que la reproduction asexuée, chez les Cestodes, n'est pas suivie d'une régénération totale comme c'est le cas chez leurs ancêtres les Turbellariés.

Le cas de *Pseudhymenolepis*, dont les segments détachés se divisent secondairement, est semblable à celui que l'on trouve chez plusieurs Cestodes (*Bothriocephalus*, *Eubothrium*, *Cyathocephalus*, *Ligula*, *Schistocephalus*, etc.) et semble autoriser l'hypothèse que chez les Cestodes adultes, la segmentation est un phénomène secondaire, indépendant de la croissance du Ver. Chez la plupart des Cestodes, cependant, la croissance et la segmentation se superposent.

Nous pouvons donc conclure de cette étude rapide que le phénomène de la schizogenèse se rencontre chez quelques Cestodes seulement et que les phénomènes de régénération qui accompagnent ce processus sont rudimentaires puisque ni un scolex ni une zone de croissance ne sont régénérés.

OUVRAGES CITÉS

1927. Abeloos, M. *Les théories de la polarité dans les phénomènes de régénération.* Biological Reviews, 2, p. 91-128.

1922. Caullery, M. *Le parasitisme et la symbiose.* Encyclop. scientif. Paris.

1906. Curtis, W. C. *The formation of proglottids in Crossobothrium laciniatum (Linton).* Biol. Bull. 11, p. 202-228, pl. I-VIII.

1933. Friedheim, A. E. und Baer, J. G. *Untersuchungen über die Atmung von Diphyllobothrium latum* (L.) Biochem. Zeitschr. 265, p. 329-337.

1925. Fuhrmann, O. *Sur le développement et la reproduction asexuée de Idiogenes otidis Kr.* Ann. Parasit. 3, p. 143-150.

1931. —— *Cestoidea.* Handb. Zool. 2, p. 141-416.

1934. Joyeux, Ch. et Baer, J. G. *Les hôtes d'attente dans les cycles évolutifs des Helminthes.* Biol. Med. 24, p. 1-25.

1936. —— *Quelques Helminthes nouveaux et peu connus de la Musaraigne, Crocidura russula Herm.* Rev. suisse Zool. 43, p. 25-50.

1913. Meier, Th. N. *Einige Versuche über die Regeneration parasitierender Platodes und deren Züchtung in künstlichem Medium.* Zool. Anz. 42, p. 481-487.

1914. Obersteiner, W. *Ueber eine neue Cestodenform Bilocuaria hyperapolytica nov. gen. nov. spec., aus Centrophorus granulosus.* Arb. Zool. Inst. Wien, 20, p. 1-16, pl. I.